УДК 595.772

О ПЛОДОВИТОСТИ И ГОНОТРОФИЧЕСКОМ ЦИКЛЕ СЛЕПНЯ HYBOMITRA TROPICA PZ.

Н. К. Паенко

Воронежский государственный университет

В статье приведены оригинальные данные по сезонному изменению возрастного состава слепня *Hybomitra tropica* Pz. и влиянию полной и неполной порции поглощенной крови на его плодовитость.

Слепень летний (*Hybomitra tropica* Pz.) — широко распространенный кровосос, встречающийся почти во всех районах СССР. В местах, изобилующих лесами и болотами, он является доминирующим видом. Вместе с другими видами слепней слепень летний имеет эпидемиологическое значение, хотя в литературе конкретных случаев переноса им заболеваний не отмечается. Как и другие массовые виды, *H. tropica* был исследован, но в общей массе с другими видами (Олсуфьев, 1935; Скуфьин, 1959б; 1966; Лутта, 1964, и др.). Специальных исследований по его биологии, в частности по гонотрофическому циклу и плодовитости, почти нет. Это и явилось основанием для наших исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводился в 1965—1967 гг. в Усманском бору, расположенном в 20—25 км к северо-востоку от Воронежа. Выловленных нападающих самок слепней доставляли в лабораторию и анализировали на физиологический возраст. Всего вскрыто в 1965 и 1966 г. 637 самок. Кроме того, 295 выловленных при нападении самок содержали в разное время в лаборатории в одиночных садках (полулитровые банки с влажным песком и воткнутыми в песок стеблями растений). Самок содержали на углеводной, белковой пище и воде. В зависимости от задачи исследования исключали из рациона один из видов пищи или сразу все, кроме воды. Вес крови определялся по разнице веса тела насекомого до и после кровососания.

Погодные условия сезонов отличались. Сезон 1965 г. был прохладным, дождливым, ветреным, с небольшим количеством ясных дней. Средняя температура воздуха за весь сезон (май—август) составила всего 19.4°. Весна и лето 1966 г. были теплыми, даже жаркими, сухими, с большим количеством ясных, благоприятных для лёта слепней дней. Средняя температура воздуха за сезон была 22°. Сезон 1967 г. был суше, чем в предыдущие два сезона. Самым влажным был только конец июля. Средняя температура воздуха за сезон равна 21°.

ДАННЫЕ ПО ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ И ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ ПЛОДОВИТОСТИ

Группа из 107 самок, выловленных в период от 16 мая по 23 июня 1967 г., содержалась в одиночных садках только на водной диете. Результаты опыта (табл. 1) показывают, что продолжительность жизни самок при отсутствии углеводной и белковой пищи зависит от их физиологического возраста. Неклавшие самки живут в среднем 4.7±0.24 дня, самки, проделавшие один гонотрофический цикл, 3.3±0.24 дня. Старые особи оказывались более чувствительными к недостатку пищи, так как запасные вещества истощились в результате проделанных кладок. Они жили в среднем 2.5±0.42 дня. Различия в количестве прожитых дней между самками разных возрастов вполне достоверны, за исключением разницы между самками третьего и четвертого физиологического возраста.

Таблица 1

Результаты опытов по продолжительности жизни самок *Hybomitra tropica* при разных условиях содержания

Количество проделанных в природе гоноциклов	Количество прожитых дней при содержании							
	только на воде				на углеводной пище в воде			
	количество самок	мин.	макс.	среднее	количество самок	мин.	макс.	среднее
0	46	3	9	4.7±0.24	15	5	45	21.0±3.28
1	23	2	7	3.3±0.24	15	1	42	19.4±2.76
2	32	1	5	2.4±0.01	6	2	29	12.1±3.79
3	6	1	4	2.5±0.42	5	2	21	7.4±4.10

При содержании на углеводной пище и воде у самок всех возрастов продолжительность жизни оказалась в 5—6 раз больше, чем при исключении углеводной подкормки, т. е. неклавшие самки жили до 45 дней, проделавшие один гонотрофический цикл до 42 дней, а старые самки (2—3 раза клавшие) от 21 до 29 дней (табл. 1). Различия в количестве прожитых дней самками различных возрастов статистически вполне достоверны, за исключением разницы между самками первого и второго физиологического возраста. Самки *H. tropica*, получавшие полную порцию крови и углеводную пищу, жили в среднем 19 дней, а самка (табл. 2, самка № 4) прожила при трехкратном кровососании досыта 51 день.

Таблица 2

Продолжительность жизни самок, получавших полную порцию крови, углеводную подкормку и воду

№ самок	Дата высадки для эксперимента	Дата смерти	Количество прожитых дней	Количество кровососаний в лаборатории	Количество кладок в неволе	Количество гоноциклов, проделанных в природе
1	3 VII—65	20 VII—65	17	1	1	0
2	25 V—66	2 VI—66	8	1	1	1
3	27 V—66	14 VI—66	18	1	1	1
4	16 V—67	6 VII—67	51	3	2	0
5	18 V—67	29 V—67	11	1	1	1
6	24 V—67	7 VI—67	14	1	1	?
7	24 V—67	12 VI—67	19	1	1	1
8	24 V—67	12 VI—67	19	1	1	2

С целью изучения потенциальной плодовитости были подсчитаны яйцевые трубочки у 130 самок разного возраста. Средний вес тела самок этой группы равен 98.3 мг, среднее число яйцевых трубочек — 523.6 при колебаниях от 260 до 711. При статистической обработке полученных данных оказалось, что потенциальная плодовитость подвержена возрастным изменениям, т. е. снижается по мере физиологического старения самок (табл. 3).

Таблица 3

Потенциальная плодовитость (число яйцевых трубок) у самок разного физиологического возраста

Количество проделанных гоноциклов	Количество самок	Колебания в числе яйцевых трубочек	Среднее количество яйцевых трубочек	В % к первому гоноциклу
0	23	391—705	606.9±10.1	100
1	63	368—656	570.7±8.3	94
2	34	299—711	540.3±6.6	89
3	10	260—479	363.7±12.4	59

ОПЫТЫ С КОРМЛЕНИЕМ САМОК КРОВЬЮ

В лабораторных условиях *H. tropica* довольно активный кровосос. Его активность нападения в неволе иногда достигает 80%. Количество проколов кожи при попытке кровососания резко колеблется от 1 до 21. Продолжительность кровососания в среднем невелика — 5.1 минуты (при колебаниях от 2 до 13 минут). Нами было накормлено кровью 56 самок, которые содержались на углеводной пище и воде. Среднее количество крови, выпиваемое самками до полного насыщения, согласуется с весом тела самок, т. е. более крупные особи выпивали бо́льшую порцию крови (табл. 4). Однако отношение веса крови к весу тела мелких особей больше, и такое соотношение сохраняется у самок почти всех гоноциклов.

Учитывая только тех самок, у которых после кровососания созрели фолликулы до V фазы по Кристоферсу, мы попытались проследить изменение числа созревших яиц у самок разного физиологического возраста. Оказалось, что потенциальная плодовитость самок всех возрастов реализуется в фактическую неполностью. Число дегенерировавших фолликулов увеличивается по мере старения самки, т. е. у самок второго гоноцикла оно увеличилось в 4.5 раза, а в третьем — в 16 раз по сравнению с самками первого гонотрофического цикла. У самки четвертого гонотрофического цикла наблюдалась асинхронность в развитии фолликулов (на II, III и IV стадии), хотя от момента кровососания прошло 10 дней и яйца вполне могли бы созреть.

Сравнивая показатели потенциальной и фактической плодовитости для самок разных возрастов (табл. 3 и 4), можно сделать вывод, что в первую волну овогенеза вовлекаются около 86% фолликулов, во вторую — 85%, а в третьем гоноцикле на кровь реагирует 75% фолликулов. Таким образом, резких отличий в реализации потенциальной плодовитости у самок разных возрастов не наблюдалось, т. е. она находилась в пределах 86—75% и была более стабильна, чем у *Haematopota pluvialis* L. (Скуфьин и Паенко, 1967). Разница между фактической и потенциальной плодовитостью обусловлена в основном дегенерацией фолликулов. Порция крови, необходимая для созревания одного яйца, у самок разных возрастов колеблется в среднем от 0.218 до 0.254 мг. Колебания незначительны, и поэтому можно говорить о постоянстве затраты крови на созревание одного яйца.

Для выяснения влияния углеводной подкормки на созревание фолликулов был поставлен опыт с 34 самками, которые получили полную порцию крови, но лишались углеводной подкормки. Из них 8 экземпляров вскрыты до созревания яиц. Анализ полученных результатов показал, что фолликулы начинают развиваться синхронно до III стадии по Кристоферсу-Меру, а затем начинается асинхронность: часть фолликулов идет дальше в развитии, а часть отстает и затем дегенерирует. Та часть, которая созревает до конца (V фаза по Меру) иногда составляет меньше половины всех фолликулов в яичниках, т. е. идет усиленный процесс дегенерации (табл. 5). Количество дегенерирующих фолликулов резко возрастает по сравнению с самками, получавшими углеводную пищу.

Таблица 4

Результаты опытов с самками *Hybomitra tropica*, получавшими полную порцию крови

Порядок гоноцикла	Вес тела в мг (весовая группа)	Количество самок	Средний вес тела (в мг)	Средний вес крови (в мг)	Вес крови к весу крови		Среднее количество созревших фолликулов	То же дегенерировавших фолликулов	Погибших самок до созревания	Затрата крови на 1 яйцо (в мг)
					пределы	среднее				
1	55.1—100.0	4	88.4	138.2	2.22—1.71	1.50	462	8.0	2	0.296
1	100.1—160.0	2	131.1	126.0	0.77—1.14	0.85	590	4.0	—	0.213
Всего по первому гоноциклу		6	101.0	132.2	0.77—1.71	1.22	526	6.0	2	0.254
2	55.1—80.0	10	71.0	79.8	1.00—1.43	1.15	376	24.4	5	0.212
2	80.1—100.0	13	91.4	103.2	0.98—1.70	1.15	504	15.7	4	0.204
2	100.1—156.8	12	118.6	125.7	0.83—1.58	1.10	525	43.1	3	0.237
Всего по второму гоноциклу		35	94.9	105.6	0.83—1.70	1.12	485	26.6	12	0.218
3	60.1—100.0	6	84.6	86.3	0.65—1.44	1.01	363	136.4	1	0.296
3	100.1—128.4	8	110.3	96.0	0.64—1.38	0.74	442	61.6	2	0.245
Всего по третьему гоноциклу		14	99.3	91.8	0.64—1.44	0.86	406	96.1	3	0.226
4	81.0	1	81.0	71.0	0.88	0.88	—	II, III, IV стадии по Кристоферсу	—	—

С целью выяснения влияния неполной порции крови на фактическую плодовитость были проведены опыты с 90 самками. Из них 32 особи не получали углеводной подкормки. Порция крови, которая была меньше 0.30 веса тела, не вызывала никакой реакции фолликулов ни у самок (независимо от возраста), получавших углеводную подкормку, ни у самок, лишенных ее. По этой причине мы их не включили в табл. 6. Таких самок оказалось 12. Не включены и самки, которые были вскрыты до созревания или после гибели до созревания яиц. При вскрытии таких особей (всего 48) оказалось, что при неполной порции созревание фолликулов идет таким же образом, как и у самок, накормленных кровью досыта,

Таблица 5

Результаты опытов содержания напитавшихся кровью самок *H. tropica* без углеводной подкормки

Порядок гоноцикла	Количество самок	Средний вес тела (в мг)	Средний вес крови (в мг)	Среднее количество фолликулов	
				созревших	дегенерировавших
1	2	110.3	129.5	374	238.5
2	22	96.8	104.9	305.6	114.6
3	1	97.9	80.3	308	201
4	1	114.4	90.9	129	199

Таблица 6

Результаты опытов с самками *H. tropica*, получавшими неполную порцию крови

№ самок	Количество крови по отношению к весу тела	Углеводная подкормка	Количество проделанных гоноциклов	Количество созревших яиц	То же (в %) от потенциальной плодовитости	Количество крови на одно созревшее яйцо	Примечание
1	0.31	+	0	192	35.7	0.225	
2	0.37	+	0	101	16.0	0.358	
3	0.31	+	1	192	35.6	0.238	
4	0.32	+	1	98	16.3	0.421	
5	0.35	+	1	106	17.6	0.380	
6	0.42	—	1	—	—	—	
7	0.44	—	1	—	—	—	
8	0.46	+	1	236	48.2	0.172	
9	0.51	—	1	—	—	—	
10	0.54	+	1	278	46.9	0.215	
11	0.54	—	1	—	—	—	
12	0.58	—	1	150	28.9	0.402	
13	0.60	+	1	383	73.5	0.159	отложили яйца
14	0.75	+	1	455	74.1	0.190	
15	0.76	+	1	455	72.9	0.187	
16	0.77	+	1	389	89.6	0.208	
17	0.77	—	1	257	54.3	0.227	
18	0.87	+	1	395	56.3	0.214	отложили яйца
19	0.94	+	1	506	77.0	0.214	
20	0.32	+	2	—	—	—	
21	0.32	—	2	—	—	—	
22	0.40	+	2	180	34.5	0.211	
23	0.51	—	2	—	—	—	
24	0.55	+	2	91	19.4	0.550	
25	0.55	+	2	249	45.5	0.172	
26	0.55	+	2	245	43.9	0.175	
27	0.76	+	2	281	74.3	0.277	
28	0.42	+	3	—	—	—	
29	0.54	+	3	—	—	—	
30	0.79	+	3	—	—	—	

т. е. все фолликулы трогаются в рост и развитие, но после III—IV фазы начинается процесс редукции.

Опыты с неполным кровососанием позволили определить минимальную порцию крови, на которую реагируют фолликулы, т. е. трогаются в рост и развитие и доходят до V фазы. Созревшие яйца могут быть отложены. В наших опытах мы получили кладки от двух самок с прерванным кровососанием (табл. 6, самки №№ 13, 18). Затрата крови на одно яйцо примерно такая же, как и при полном кровососании (от 0.159 до 0.550 мг), но с более значительными колебаниями. Следует заметить, что минимальная порция, стимулирующая развитие фолликулов, подвержена возрастным изменениям. У неклавших 1 раз и 2 раза клавших самок порция крови, на которую реагирует определенная часть фолликулов, созревая до V фазы, равна 0.31—0.32 веса тела (при углеводной подкормке), а у 3 раза клавших — 0.54. При отсутствии углеводного питания она несколько повышается. Например, у самок с одним проделанным гонотрофическим циклом порция, при которой фолликулы трогаются в рост и развитие, равна 0.58. В случае исключения углеводной пищи реализация потенциальной плодовитости ниже, чем при той же порции крови, но с углеводной подкормкой.

Таким образом, массовому в условиях Воронежской обл. виду *H. tropica* свойственна высокая степень гонотрофической гармонии, которая выражается в максимальном использовании полученной порции крови, даже если она неполная. Однако эта степень ниже, чем у *Haematopota pluvialis*, так как при максимальной неполной порции крови (0.3 веса тела) у *H. tropica* только 16% фолликулов достигают в своем развитии V фазы по Меру. При этой же порции у дождевки обыкновенной до 36% фолликулов достигают дефинитивного состояния (Скуфьин и Паенко, 1967). Опыты с исключением углеводной подкормки подтвердили значение углеводного питания как основного (Олсуфьев, 1940), необходимого для нормальной жизнедеятельности слепней.

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В условиях Воронежской обл. *H. tropica* является массовым видом и вылетает во второй половине мая (Скуфьин, 1959б). В 1965 г. первые особи этого вида были выловлены 18 мая. В течение всей третьей недели мая возрастной состав *H. tropica* был относительно однородным, т. е. в наших сборах попадались только неклавшие гоноактивные самки (рис. 1). В четвертой неделе мая и начале июня появляются особи, проделавшие один гонотрофический цикл, но основу популяции составляли неклавшие самки (62—84%).

Возрастной состав отличался наибольшей сложностью в середине июня, т. е. за счет снижения числа неклавших и 1 раз клавших появляются в значительном количестве самки со следами двух (22—24%) и трех кладок (4—12%).

В конце июня популяция *H. tropica* несколько омолаживается, так как физиологически старые 3 раза отложившие яйца самки отмирают. В это время преобладали самки со следами одной кладки (64%), количество 2 раза клавших особей повысилось до 28%, а неклавшие составляли только 8%. В начале июля численность популяции снижается, так как заканчивается сезон его лёта. В сборах этого периода, который дал только 18 особей вместо обычных 50, встречались в основном 1 раз клавшие самки (70%), самки со следами двух кладок составляли 26%, и только 4% приходилось на неклавших особей. Во второй неделе июля выловлены только 5 самок, которые оказались 1 раз клавшими. Таким образом, несмотря на не совсем благоприятное лето 1965 г., вся популяция *H. tropica* (100%) успела к концу сезона лёта проделать 1 кладку, небольшая часть (14%) — 2 и даже 3 яйцекладки (3%).

Так как яйцевые трубочки слепней после откладки яиц остаются расширенными в течение примерно трех дней (Олсуфьев, 1940), имеется возможность (в большей мере, чем у комаров) судить о темпах яйцекладки по пропорции самок с расширенными трубочками. В 1965 г. период яйцекладки у самок *H. tropica* был ограничен концом мая — началом июля, т. е. длился 45 дней. Темп яйцекладки был максимальным в четвертой неделе июня.

В 1966 г. весна была ранняя и теплая, поэтому возрастной состав популяции *H. tropica* был сложным уже в третьей неделе мая (рис. 2) и оставался таковым почти до конца сезона лёта, т. е. до третьей недели июня. В конце июня возрастной состав данного вида упрощается, так как исчезают неклавшие самки (вовлекаются в первый гонотрофический цикл) и 3 раза клавшие (физиологически постарев, отмирают). Таким образом, уже в третьей неделе мая 68% самок популяции *H. tropica* успели отложить одну яйцекладку, 20% — две и 2% — три кладки. К концу сезона лёта вся популяция (100%) успела проделать один гонотрофический цикл, 32% особей (почти в 2.5 раза больше, чем в 1965 г.) — 2 и 10% (в 3 раза больше, чем в 1965 г.) — три гонотрофических цикла.

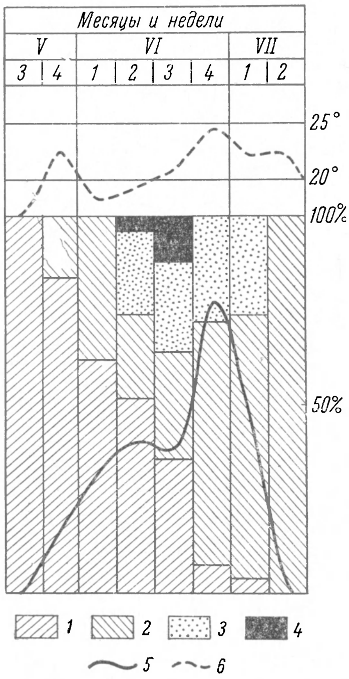

Рис. 1. Изменение возрастного состава популяции *Hybomitra tropica* в сезоне 1965 г.

1 — неклавшие самки, 2 — 1 раз клавшие самки; 3 — 2 раза клавшие самки; 4 — 3 раза клавшие самки; 5 — кривая процентного количества самок с неспавшимися яйцевыми трубочками яичника; 6 — кривая средненедельной температуры воздуха.

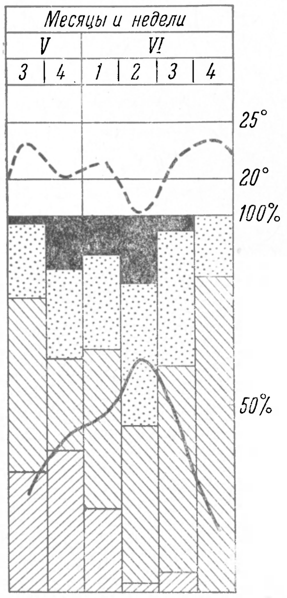

Рис. 2. Изменение возрастного состава популяции *Hybomitra tropica* в сезоне 1966 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

В теплом, сухом сезоне 1966 г. темп откладки яиц плавно повышался начиная с третьей недели мая и достиг максимума в первой половине июня. Во второй половине месяца он начал резко снижаться, так как популяция постарела не только физиологически, но и календарно. В конце июня откладка яиц почти прекратилась, хотя самки *H. tropica* продолжали летать в единичных экземплярах и нападать.

Если учесть, что в середине мая встречались самки, отложившие 3 раза яйца, а для созревания и откладки яиц необходимо 5—7 дней, то особи этого вида в 1966 г. вылетели приблизительно в конце апреля—начале мая. Следовательно, первая кладка яиц самками *H. tropica* началась в первых числах мая, а весь сезон откладки яиц захватил примерно около 60 дней (начало мая—конец июня).

ВЫВОДЫ

1. Продолжительность жизни самок, содержащихся только на воде, была разной у самок разного физиологического возраста. Неклавшие самки жили от 3 до 9 дней, 1 раз клавшие — от 2 до 7, а 2—3 раза клавшие — от 1 до 5 дней. При введении в рацион углеводной пищи продолжительность жизни оказалась в 5—6 раз больше — от 21 до 45 дней. Самки, получавшие полную порцию крови, углеводы и воду жили в среднем 19 дней (при колебаниях от 8 до 51 дня). Самка, прожившая 51 день, насасывалась 3 раза крови и дала 2 кладки (первую и вторую).

2. При полном насыщении самок кровью вес поглощенной крови по отношению к весу тела составляет 0.6—1.7. Порции крови, равные 0.64—0.65 веса тела, характерны для старых самок (2—3 раза клавших).

3. У самок, получавших полную порцию крови и углеводную подкормку, созревало до конца 75—86% фолликулов (независимо от возраста). У самок, лишенных углеводной подкормки, на принятую порцию реагировало иногда меньше половины фолликулов. В этом случае сильно увеличивается процесс дегенерации фолликулов.

4. Принятая самками неполная порция крови, не достигающая 0.31 веса тела, не приводит к развитию фолликулов и используется в качестве энергетического материала для жизни самой особи. При исключении углеводного питания фолликулы начинают развиваться при порции крови, равной не менее 0.58 от веса тела.

5. К концу сезона лёта самки *H. tropica* успевают проделать 1 кладку, а при благоприятных условиях (1966 г.) до 32% популяции — 2, и до 10% — 3 кладки.

Литература

Лутта А. С. 1964. Материалы по гонотрофическому циклу слепней Карелии. В сб.: К природной очаговости паразит. и трансмисс. заболев. в Карелии. М.—Л. : 131—153.

Олсуфьев Н. Г. 1935. Материалы по изучению слепней Ленинградской области. В сб.: Вредители животноводства. Изд. АН СССР, М.—Л. : 251—316.

Олсуфьев Н. Г. 1940. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней. Зоол. журн., 19 (3) : 445—454.

Скуфьин К. В. 1959а. К вопросу о гонотрофическом цикле у слепней (Tabanidae, Diptera) в условиях окрестностей Воронежа. Бюлл. общ. естествоисп. при Воронежск. унив., 2 : 85—88.

Скуфьин К. В. 1959б. Фенология, сезонная и суточная динамика лёта слепней (Tabanidae). Вопр. экол. Изд. Киевск. унив., Киев 3 : 54—63.

Скуфьин К. В. 1966. Материалы по изучению фауны слепней (Diptera, Tabanidae) Воронежской области. В сб.: Зоол. и паразитол. работ. Изд. Воронежск. унив., 22—83.

Скуфьин К. В. и Паенко Н. К. 1967. О плодовитости и гонотрофическом цикле дождевки Haematopota pluvialis L. (Diptera, Tabanidae). Паразитол., 1 (6) : 512—518.

ABOUT THE FERTILITY AND GONOTROPHIC CYCLE OF HYBOMITRA TROPICA PZ. (DIPTERA, TABANIDAE)

N. K. Paenko

SUMMARY

During three seasons of 1965—1967 in the district of Voronezh was undertaken a regular collections and determination of the physiological age of the females *Hybomitra tropica* attacking men. At the same time in the laboratory was studied the influence of a complete and partial satiation of the females with blood on the processes of eggs ripening in the ovary. The absorbed portion of blood by the females not reaching 0.3 from the body weight does not lead to the development of ovaries. The portion of blood forming 0.3—0.6 of the body weight, at the presence of carbohydrate nutrition in all the cases leads to the ripening of some portions of eggs (98—383 eggs) which had been even deposited at full satiation with blood, the portion of which prevails always the body weight, from 362 up to 592 eggs ripened. This number of eggs is less than the potential one (being defined by the whole number of ovarioles) approximately 20—25%. The local population of *H. tropica* can completely produce one oviposition for a season, the part of the population has time for two or even three ovipositions.